

Biologie florale de quatre espèces de *Peucedanum* (*Umbelliferae*) de la flore française ; conclusions pluridisciplinaires et implications taxonomiques

J.-P. REDURON

Résumé : Les *Peucedanum carvifolia* et *alsaticum*, répandus dans toute l'Europe moyenne, sont chacun associés à une espèce voisine, respectivement *schottii* et *venetum*, d'aire plus restreinte et méditerranéenne. L'analyse de la morphologie florale montre des convergences entre les taxons de même appartenance géographique. Les études de terrain, mettant en évidence le comportement floral des espèces, révèlent les fonctions des particularités morphologiques des fleurs et indiquent le type de fécondation rendu possible ou favorisé par le mode de floraison. Sur le plan phylogénique, il apparaît que la séparation des espèces *carvifolia* et *schottii* est plus prononcée que celle des deux autres espèces. De plus, les taxons méditerranéens, bien qu'appartenant à des sections bien distinctes du genre, ont emprunté des tendances évolutives similaires. En taxonomie, il est clair qu'il faut considérer les taxons *carvifolia* et *schottii* comme des espèces bien individualisées alors que les *P. alsaticum* et *venetum* doivent être maintenus en tant qu'espèces affines.

Summary : The *Peucedanum carvifolia* and *alsaticum*, spread all over Europe, are each associated to closely related species (respectively, *schottii* and *venetum*) growing on a more restricted mediterranean area. The analysis of the floral morphology shows convergences between the taxa of the same geographical location. The field studies, bringing the floral behaviour into prominence, reveal the functions of the morphological peculiarities of the flowers and indicate the type of breeding the floral behaviour makes possible or favours. Regarding phylogeny, the parting of *P. carvifolia* and *schottii* appears to be more pronounced than that of the other two species. The mediterranean taxa, though belonging to quite distinct section of the genus, have had similar phylogenetic trends. As for taxonomy, the taxa *carvifolia* and *schottii* are obviously to be considered as distinct species, whereas the *P. alsaticum* and *venetum* should remain akin species.

Jean-Pierre Reduron, Laboratoire de Palynologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris, France.

Parmi les Ombellifères, le genre *Peucedanum*, riche de plus de 120 espèces¹, regroupe de robustes plantes vivaces croissant dans des biotopes variés. L'aire géographique de ce genre est particulièrement vaste puisqu'elle s'étend sur toute l'Europe, se prolonge sur toute l'Asie tempérée jusqu'au Japon. En Afrique, elle se situe principalement sur la partie orientale depuis l'Éthiopie jusqu'au Cap.

Sur le nouveau continent, le genre *Peucedanum* trouve son équivalent dans le genre *Lomatium* (80 espèces), répandu dans l'Ouest de l'Amérique du Nord.

1. L'index de Kew recueille quant à lui plus de 380 combinaisons binomiales (NIGAUD, 1970).

Les *Peucedanum* ont donné leur nom à la tribu des Peucedanées Benth. & Hook. qui rassemble des Ombellifères aux fruits aplatis parallèlement à la commissure, composés de méricarpes dépourvus de côtes secondaires. Ils se distinguent au sein de cette tribu par les côtes marginales de leur fruit, dilatées en aile aplatie.

Le continent européen accueille, selon Flora Europaea (vol. 2, 1968), 29 espèces de *Peucedanum*. La flore française compte, elle, 13 espèces de ce genre (COSTE, 1900-1906; FOURNIER, 1934; GUINOCHEI, 1935). Les espèces françaises, homogènes quant à leur port général et leur fruit (en raison du critère de délimitation du genre), varient notablement quant aux autres caractères. La diversité morphologique qui fut remarquée dès l'origine pour le feuillage, fut établie plus tardivement au niveau des plantules (CERCEAU-LARRIVAL, 1962), du pollen (NIGAUD, 1970; 1975; 1978), de la morphologie florale (REDURON, 1980), des poils et des stomates (GUYOT, 1966).

Il a même été montré (CERCEAU-LARRIVAL, 1979) qu'à l'intérieur du genre *Peucedanum* se trouvent des espèces à cotylédons ronds et d'autres à cotylédons longs. De même, les premières feuilles primordiales (F1) sont de morphologie très diversifiée. Ces arguments qui font appartenir ce genre à deux lignées bien différentes (*Steganotaenioideae*, *Hohenackerioideae*), renforcent l'idée d'une très grande hétérogénéité des *Peucedanum*.

Cette diversité se retrouve aux niveaux écologique et biogéographique. Les espèces françaises comptent des plantes hygrophiles (*P. palustre* (L.) Moench, *P. lancifolium* Lange), mésophiles (*P. carvifolia* Vill.), xérophiles (*P. cervaria* (L.) Lapeyr., *P. oreoselinum* (L.) Moench, *P. alsaticum* L.). Sur le plan géographique, on trouve des espèces atlantiques (*P. lancifolium* Lange), continentales (*P. alsaticum* L., *P. oreoselinum* (L.) Moench), méditerranéennes (*P. schottii* Besser, *P. venetum* (Sprengel) Koch, *P. paniculatum* Loisel.). De plus, quelques *Peucedanum* français ont des habitats montagnards (*P. ostruthium* (L.) Koch = *Imperatoria ostruthium* L., *P. austriacum* (Jacq.) Koch, *P. schottii* Besser).

Parmi ces espèces du sol français, quatre d'entre elles — ou plutôt deux couples — ont retenu notre attention et fait l'objet d'investigations en morphologie et biologie florales.

Il s'agit tout d'abord des *P. carvifolia* Vill. et *P. schottii* Besser. L'affinité de ces deux taxons a été reconnue par de nombreux auteurs : BURNAT (1906), HEGI (1965) et TUTIN (1968, in Flora Europaea). CALESTANI (1905) avait pourtant placé les deux espèces dans deux sections différentes (sect. *Cervaria* et sect. *Caroselinum*) mais il se basait uniquement sur la présence de bandelettes simples ou doubles sur le fruit. Les auteurs plus récents, se fondant sur les morphologies semblables des feuilles, du fruit, du port général — traduites par des difficultés d'identification constatées notamment par BURNAT (1906) — ont rapproché ces deux taxons, TUTIN (1968, in Flora Europaea) posant même la question de leur conspécificité.

Le second couple d'espèces qui fait l'objet de notre étude réunit les *P. alsaticum* L. et *P. venetum* (Sprengel) Koch. L'affinité morphologique entre ces deux taxons est également très marquée. Les deux plantes produisent un très grand nombre de petites ombelles blanches ou jaunes formant une grande pyramide florale dressée tout à fait distinctive pour ces espèces vis-à-vis des autres *Peucedanum* de France (Pl. 1); les fruits sont similaires. CALESTANI (1905) crée une section particulière (*Xanthoselinum*) pour ces deux espèces. COSTE (1900-1906), HEGI (1965) et TUTIN (1968) corroborent leur affinité, tandis que ROUY (1893-1913) va même jusqu'à faire de *P. venetum* une sous-espèce de *P. alsaticum*.

Les quatre espèces choisies sont donc en réalité deux couples d'espèces affines. Cette symétrie taxonomique se retrouve tout à fait au plan géographique (Fig. 1 et 2). On y constate la grande similitude dans la position chorologique de nos deux couples d'espèces composés chacun d'une espèce continentale et d'une espèce affine méditerranéenne.



FIG. 1. — Répartition géographique de *Peucedanum carvifolia* (CAR) et de *P. schottii* (SCH), d'après les flores classiques.

Ces positions géographiques, cette situation taxonomique, laissent supposer d'autres parallélismes aux niveaux biologique, écologique, phylogénique. Qu'en est-il en morphologie et biologie florales ? On peut s'interroger à juste titre puisque la diversité des types floraux chez les *Peucedanum* a été précédemment mise en évidence (REDURON, 1980).

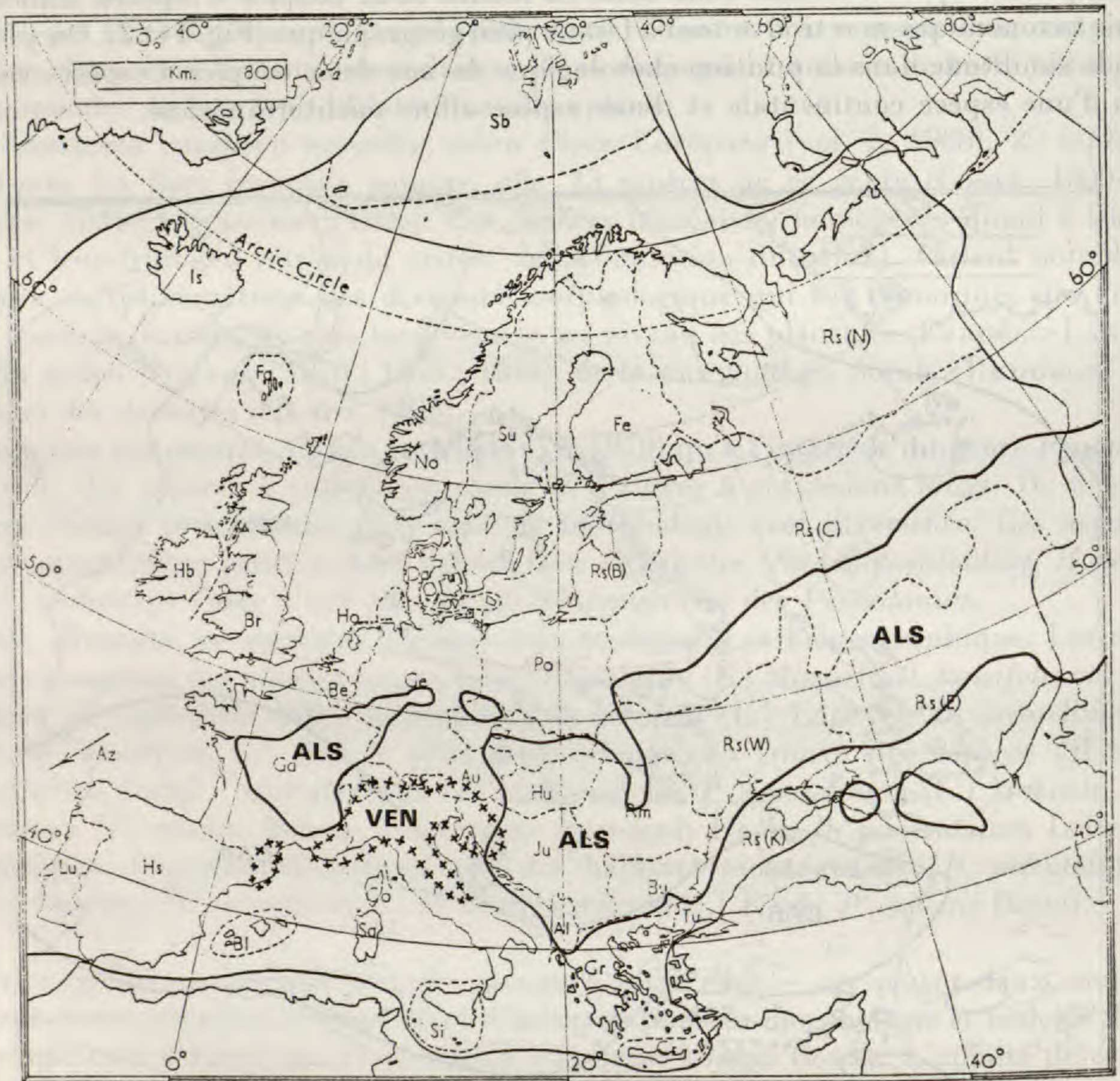


FIG. 2. — Répartition géographique de *Peucedanum alsaticum* (ALS) et de *P. venetum* (VEN), d'après MEUSEL (1965).

MÉTHODES

L'étude a tout d'abord été menée à partir d'échantillons d'herbier. Si plusieurs collections privées¹ ont été utilisées, c'est surtout celles du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris qui ont fait l'objet des recherches. Tous les échantillons des espèces étudiées ont été préalablement *redéterminés*, notamment à la lumière de notes et d'observations de terrain pour ce qui concerne surtout le stade floral.

Précisons que l'identification des Ombellifères en fleurs est particulièrement délicate du fait que la plupart des flores de terrain emploient les caractères du fruit pour la déter-

1. MM. AURIAULT (Toulouse), PATOUILLET (St-Maur).

mination. En réalité, de nombreux détails floraux et végétatifs sont souvent déterminants et permettent d'identifier avec certitude les récoltes.

L'étape suivante a consisté en une analyse de la *morphologie florale* des espèces en observant, par dissection florale de plusieurs échantillons par espèce, tous les caractères floraux mis en évidence dans de précédentes recherches (REDURON, 1978 ; 1980) : morphologie détaillée des sépales, des pétales centraux et périphériques (souvent riches en traits distinctifs), des étamines, des styles et des stylopoies. Des caractères supplémentaires ont été notés sur les ombellules et les ombelles (nombre de chacune, diamètres, nombre de fleurs, longueur des rayons, pilosité...).

Dans un troisième temps, des études de *terrain* dans les *stations naturelles*¹ ont été entreprises. Outre les dissections florales supplémentaires effectuées sur le matériel frais (plus précises que les précédentes), une approche de la *biologie florale* des espèces a été tentée surtout sous l'angle de l'étude de la *phénologie*.

Les différents événements survenant depuis le stade bouton jusqu'à la maturation du fruit ont été réunis sur une fiche (Tableaux 2 et 4). Ce document a été mis au point à l'aide de nos observations personnelles des Ombellifères en stations naturelles et grâce à quelques uns des rares travaux existant sur la biologie florale de cette famille, notamment ceux de BELL (1971 ; 1976 ; 1977 ; 1978), FROEBE (1964 ; 1971), MAGIN (1978), THEOBALD (1971) et des indications contenues dans les traités généraux comme ceux de FAEGRI² & VAN DER PIJL (1971), PROCTOR & YEO² (1973), RICHARDS (1978).

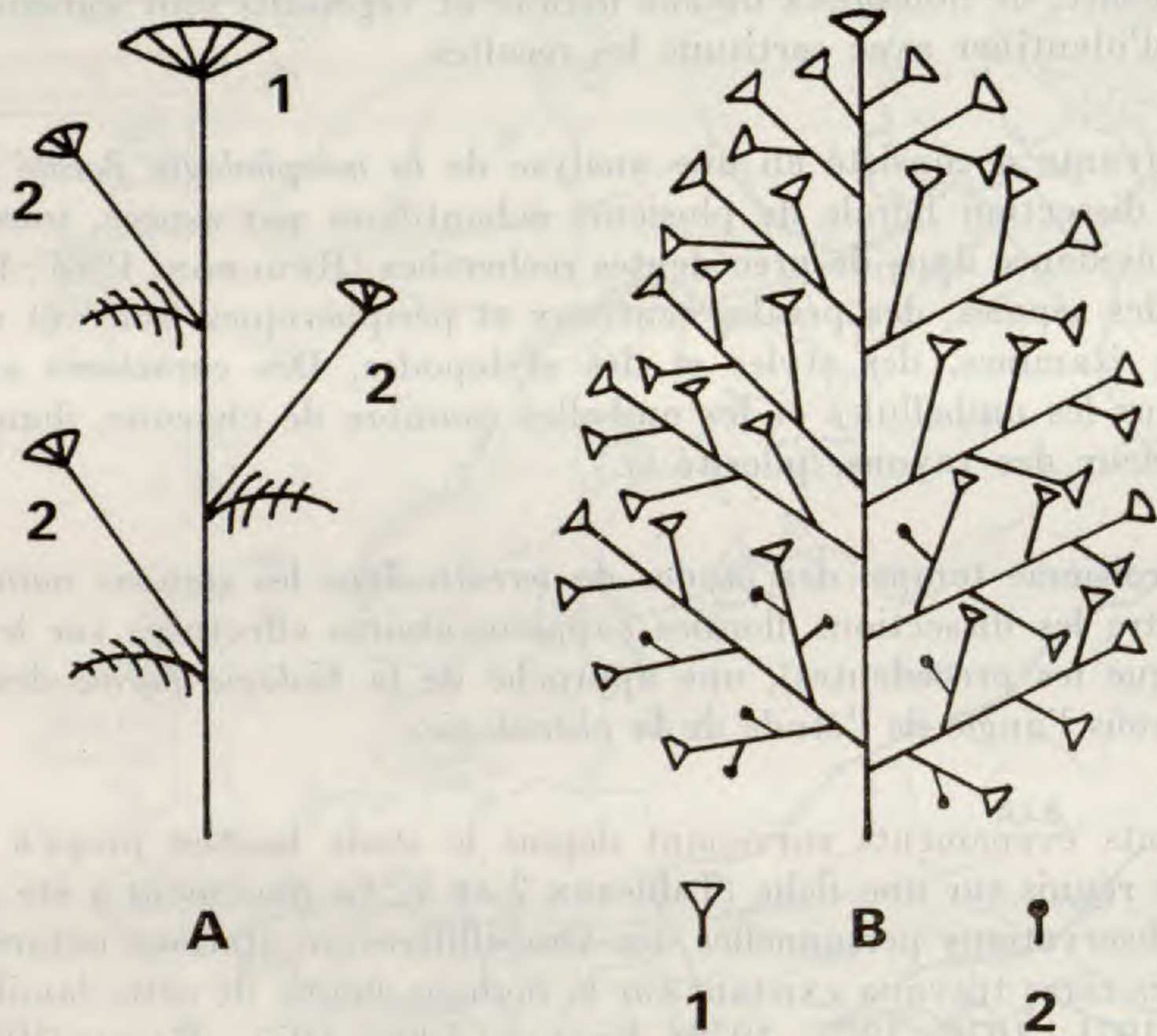
Cette fiche récapitule les observations de biologie florale faites sur la plante au fur et à mesure de son approche : tout d'abord au niveau de la plante entière, ensuite des ombelles entre elles, de l'ombelle principale, et enfin de la fleur.

1. Plante entière

Pour ce qui concerne la plante entière, sont notés les conditions écologiques, le nombre des ombelles et leur disposition analysée sous forme d'un schéma (Pl. 1) où sont figurées les ombelles des différents ordres : l'ombelle terminale, appelée parfois principale, est ici dite « d'ordre 1 » ; les ombelles latérales successives étant respectivement nommées d'ordre 2, 3, 4...

Cette architecture du végétal au plan des inflorescences correspond le plus souvent à l'ordre dans lequel fleuriront les ombelles.

1. *P. carvifolia* : Haut-Rhin, à Winkel ; *P. schottii* : Alpes-Maritimes, col du Turini vers l'Aution ; *P. alsaticum* : Haut-Rhin, à Riedisheim et Westhalten ; *P. venetum* : Alpes-Maritimes, à Sospel.
2. Les communications personnelles fournies par ces auteurs lors du Ve Congrès International de Palynologie à Cambridge (1980) m'ont également été très précieuses.



Pl. 1. — Disposition des ombelles chez les **Peucedanum** : Il y a décalage de floraison chez *P. carvifolia* et *P. schottii* (A) ce qui permet de distinguer deux types d'ombelles : l'ombelle principale ou d'ordre 1 (1) et les ombelles latérales ou d'ordre 2 (2). Chez *P. alsaticum* et *P. venetum* (B), il y a synchronisme dans la floraison des nombreuses petites ombelles (1) : seules quelques ombelles tardives et médiocres peuvent être considérées comme d'ordre 2 (2). *P. alsaticum* peut produire jusqu'à 180 de ces petites ombelles.

2. Ombelles

Décalage de floraison ou dichogamie des ombelles.

Sur le plan biologique, ce décalage est particulièrement important puisqu'il peut conduire à la floraison continue ou séparée des ombelles des différents ordres. Ceci favorise un type de fécondation ou un autre. L'analyse des recouvrements entre les stades ♂ (émission du pollen) et ♀ (stigmates réceptifs)¹ indique les possibilités d'autogamie, de geitonogamie ou de fécondation croisée.

Sexualité des fleurs.

Comme l'indique BELL (1971) avec précision, la composition florale (pourcentage de fleurs mâles) des ombelles varie selon leur position (ordre 1, 2, 3,...), certaines ombelles pouvant d'ailleurs ne comporter que des fleurs mâles, ou que des fleurs hermaphrodites ou parfaites. Nous avons été amené, lors de l'étude, à introduire un type intermédiaire de fleurs, se présentant comme des fleurs ♀ à ovaire et stylopode réduit mais différentes des fleurs purement ♂ caractérisées par une absence complète de l'ovaire et une réduction plus importante du stylopode.

1. Il paraît utile de préciser que le terme d'« anthèse » s'applique, selon FAEGRI & VAN DER PIJL (1971), à la période complète de fertilité de la fleur. L'anthèse comprend donc une phase ♂ (libération du pollen) et une phase ♀ (stigmates réceptifs). Elle correspond aussi au laps de temps pendant lequel la fleur est apte à recevoir les agents pollinisateurs.

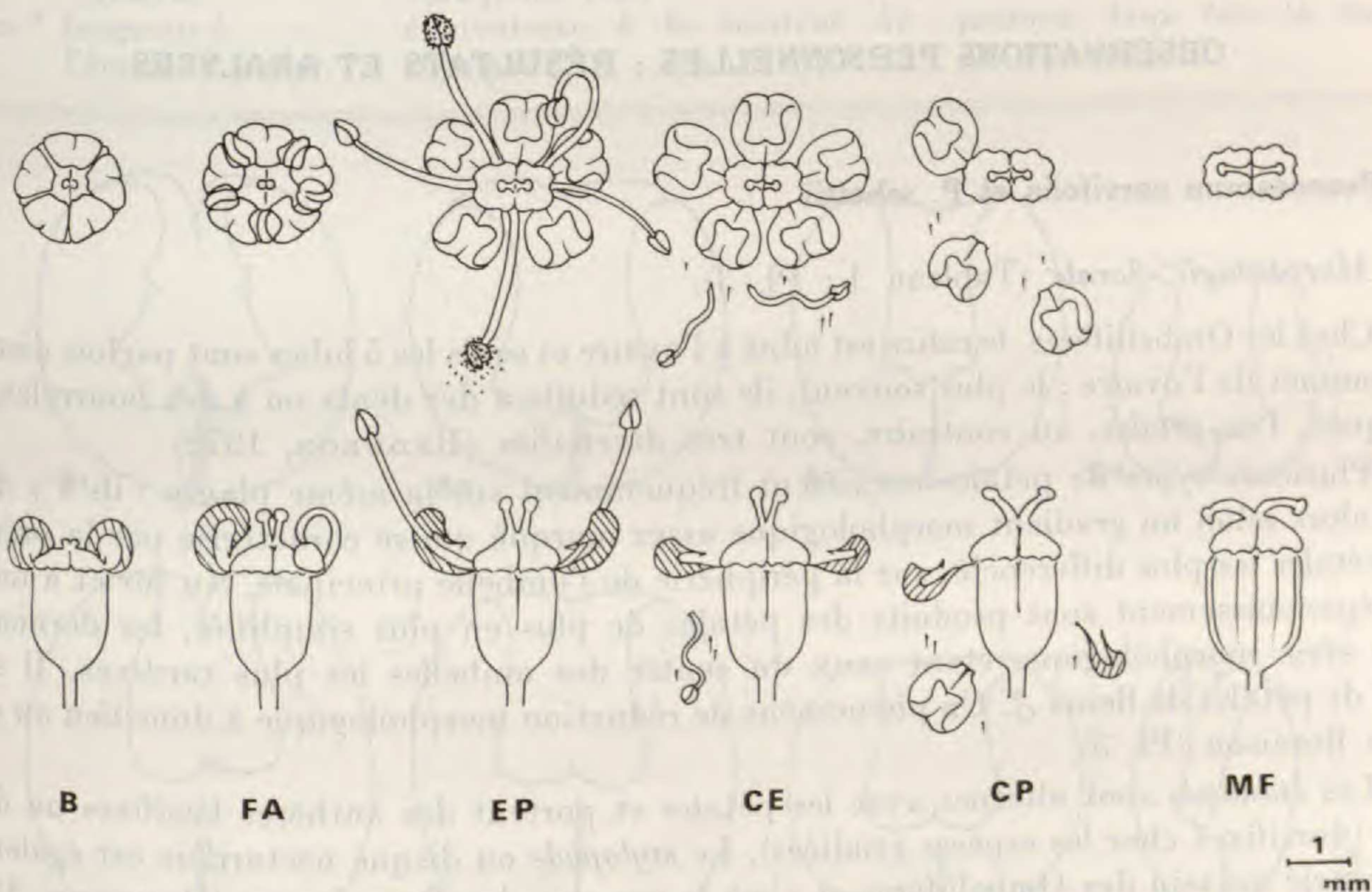
3. Ombelle principale ou d'ordre 1

Une partie de la fiche se rapporte à l'ombelle d'ordre 1 chez laquelle sont notés tout d'abord la couleur et le parfum. La variation de ces deux caractères dans l'éventail de la famille a été maintes fois relevée notamment par PLAHN (1933) pour la couleur et par PROCTOR & YEO (1973). Nos observations confirment cette variation non seulement au niveau de la famille mais aussi très souvent à l'intérieur des genres.

La formule de compacité de l'ombelle proposée par BELL (1977) permet de quantifier l'attractivité visuelle (la voyance) des ombelles. Elle exprime le rapport de la surface (attractive) créée par les ombellules (nombre des ombellules multiplié par leur surface) sur la surface totale de l'ombelle. Nous avons également appliqué cette formule au niveau de l'ombellule elle-même, en définissant sa compacité à l'aide du nombre et du diamètre des fleurs, de la longueur des pédicelles et en calculant un rapport similaire mesurant la surface occupée par les fleurs par rapport à la surface totale de l'ombellule. Ce second calcul de compacité est utile chez les Ombellifères qui produisent des ombelles très lâches composées d'ombellules éloignées les unes des autres mais chacune très dense (chez certains *Oenanthe* notamment). Dans ce cas, la compacité de l'ombelle qui est alors faible rend peu compte de l'effet attractif.

4. Phénologie de la fleur

Le 4^e volet de la fiche concerne la fleur elle-même. Il a pour objet de figurer la succession des événements floraux (développement des styles, colorations, sécrétion du nectar, position des pétales). Les *Peucedanum*, comme de nombreuses Ombellifères, développent une anthèse qui peut se diviser en 6 stades (Pl. 2). Dans le stade bouton (B), seuls les pétales jointifs et parfois le centre



Pl. 2. — Stades phénologiques chez les *Peucedanum* : B, bouton ; FA, filets apparents ; EP, émission du pollen ; CE, chute des étamines ; CP, chute des pétales ; MF, début de la maturation du fruit (modèle représenté : *P. carvijolia*) ; les hachures correspondent à la carène axiale du pétale qui soude le limbe et le lobe médian réfléchi ; ce schéma figure une espèce protogyne ; les protandres ont leurs styles réceptifs seulement après le stade CE.

du stylopode sont visibles. Dans le stade suivant, filets apparents (FA), les pétales sont encore enroulés mais ne sont plus jointifs : les filets des étamines, arqués, apparaissent dans les interstices. Le stade EP correspond à l'émission du pollen : les pétales sont plus ou moins écartés ou déroulés (selon les espèces) et le filet, étendu vers l'extérieur, porte les anthères libérant leur pollen. Le stade CE est la chute des étamines, le stade CP la chute des pétales. Enfin, le stade MF, moins précis, correspond au début de la maturation du jeune ovaire : celui-ci commence à prendre les futurs caractères du fruit (côtes, ailes...), sans que ceux-ci soient encore bien distincts.

Par ailleurs, comme nous l'avons vu plus haut, les fleurs d'Ombellifères ne sont pas toutes hermaphrodites. Un certain pourcentage de fleurs mâles existe fréquemment sur les ombelles. Ces fleurs ♂ ne sont pas distribuées au hasard sur les ombelles. Elles occupent le plus souvent (c'est le cas des *Peucedanum*) la partie centrale des ombelles ou seulement les ombelles tardives. Leur phénologie est semblable à celle des fleurs hermaphrodites à ceci près que styles et stylopodes sont réduits. Par contre, la floraison peut être décalée ou non par rapport aux fleurs hermaphrodites, périphériques, munies de pétales souvent plus grands. Autrement dit, l'ombelle peut épanouir ses fleurs simultanément (synchronisme), ou, plus souvent, montrer une floraison centripète, les fleurs mâles centrales s'ouvrant après les fleurs hermaphrodites. Ce qui précède fait l'objet des deux dernières lignes de notre fiche.

Cette fiche permet de mettre en situation les caractères purement morphologiques relevés lors de la dissection florale. Elle représente en quelque sorte une « animation » des particularités morphologiques des pièces florales des Ombellifères.

OBSERVATIONS PERSONNELLES : RÉSULTATS ET ANALYSES

Peucedanum carvifolia et *P. schottii*

Morphologie florale (Tableau 1 ; Pl. 3).

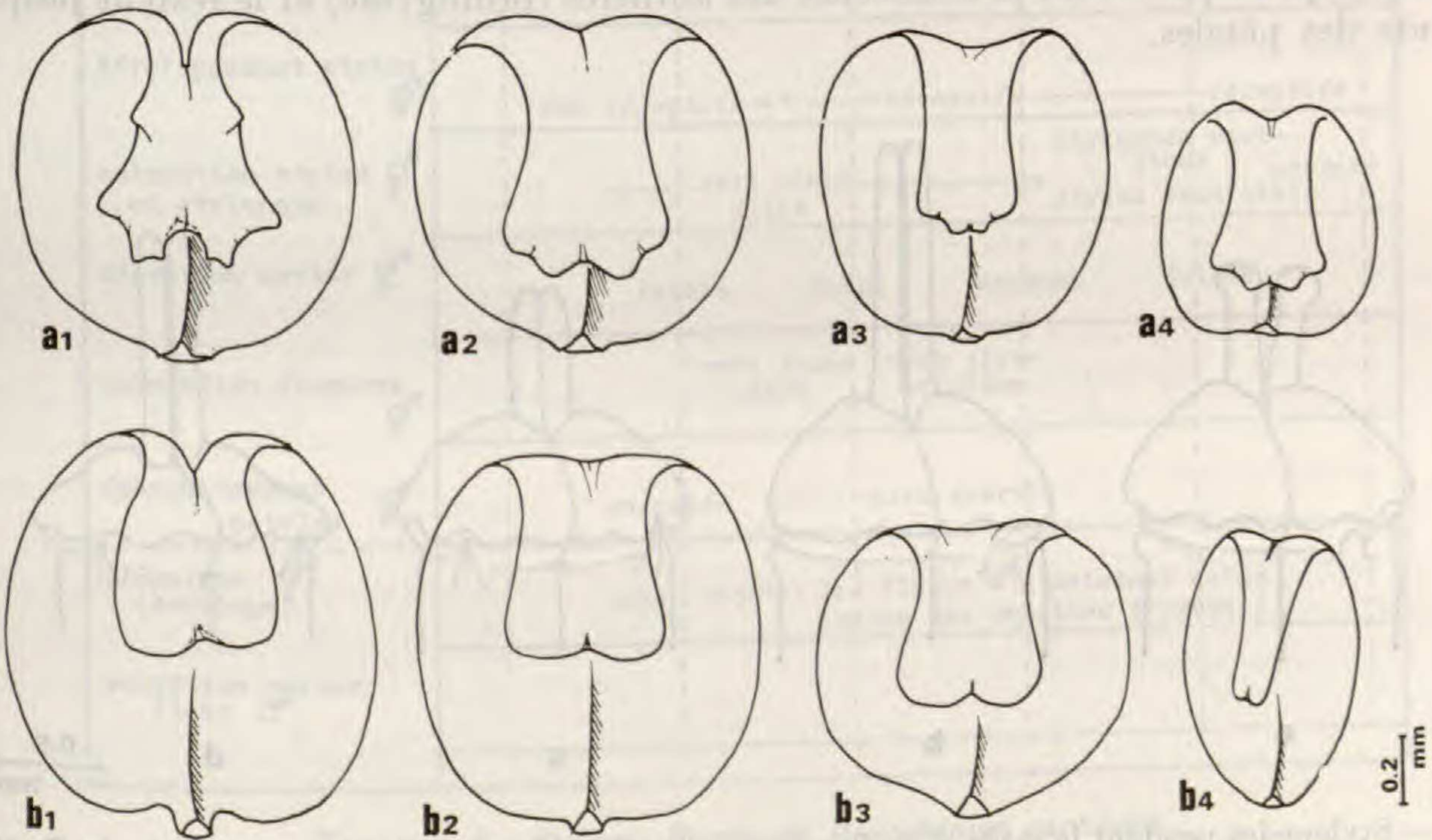
Chez les Ombellifères, le *calice* est adné à l'ovaire et seuls les 5 lobes sont parfois distincts au sommet de l'ovaire ; le plus souvent, ils sont réduits à des dents ou à des bourrelets peu marqués. Les *pétales*, au contraire, sont très diversifiés (REDURON, 1978).

Plusieurs types de pétales coexistent fréquemment sur la même plante : ils s'y disposent alors selon un gradient morphologique assez marqué qui se caractérise par la présence des pétales les plus différenciés sur la périphérie de l'ombelle principale. Au fur et à mesure de l'épanouissement sont produits des pétales de plus en plus simplifiés, les derniers de cette série morphologique étant ceux du centre des ombelles les plus tardives. Il s'agit alors de pétales de fleurs ♂. Un phénomène de réduction morphologique a donc lieu au cours de la floraison (Pl. 3).

Les *étamines* sont alternes avec les pétales et portent des anthères basifixes ou dorsifixes (dorsifixes chez les espèces étudiées). Le *stylopode* ou disque nectarifère est également différencié au sein des Ombellifères et c'est le cas chez les *Peucedanum* (REDURON, 1980). Cet organe est présent chez toutes les fleurs mais on constate une réduction de cette pièce chez les fleurs ♂ (THEOBALD, 1971). Ne seront pris en compte dans les descriptions qui suivent que les stylopodes des fleurs ♀. Le débordement latéral du stylopode (marge en surplomb) a été considéré par BELL (1971) comme ayant un effet de protection de l'ovaire.

TABLEAU 1 : Morphologie florale comparée de *P. carvifolia* et de *P. schottii* (* : principaux caractères distinctifs).

	<i>P. carvifolia</i>	<i>P. schottii</i>
Sépale	très réduit	très réduit
Pétale périphérique		
contour	orbiculaire	suborbiculaire
longueur	1,0-1,1 mm	1,3-1,6 mm
échancrure	en V \pm large	en V \pm large
lobe médian réfléchi *	= 2/3 longueur pétale	= 1/2 longueur pétale
nervure	obtriangulaire, large apex lobé	subrectangulaire longitudinal
base	en carène du côté interne (rarement en cloison)	apex très peu lobé
couleur *	sessile	en carène du côté interne
Étamine *	jaune pâle-crème	avec onglet
Stylo	anthères vert clair puis vert olive	blanc pur
Stylode	olive	anthères blanches
forme	cône légèrement obtus presque droit	cône légèrement obtus presque droit
marge	nettement lobée	moins lobée
débordement	léger	très léger
couleur	vert-jaune clair	blanc verdâtre
Styles * longueur à l'émission pollen	équivalente à la hauteur du stylo	presque deux fois la hauteur du stylo



Pl. 3. — Gradient morphologique des pétales : a, *Peucedanum carvifolia* ; b, *P. schottii*. — a1, b1 : pétales les plus différenciés (périphérie des ombelles principales) ; a2, b2 et a3, b3 : types intermédiaires ; a4, b4 : pétales des fleurs tardives (σ).

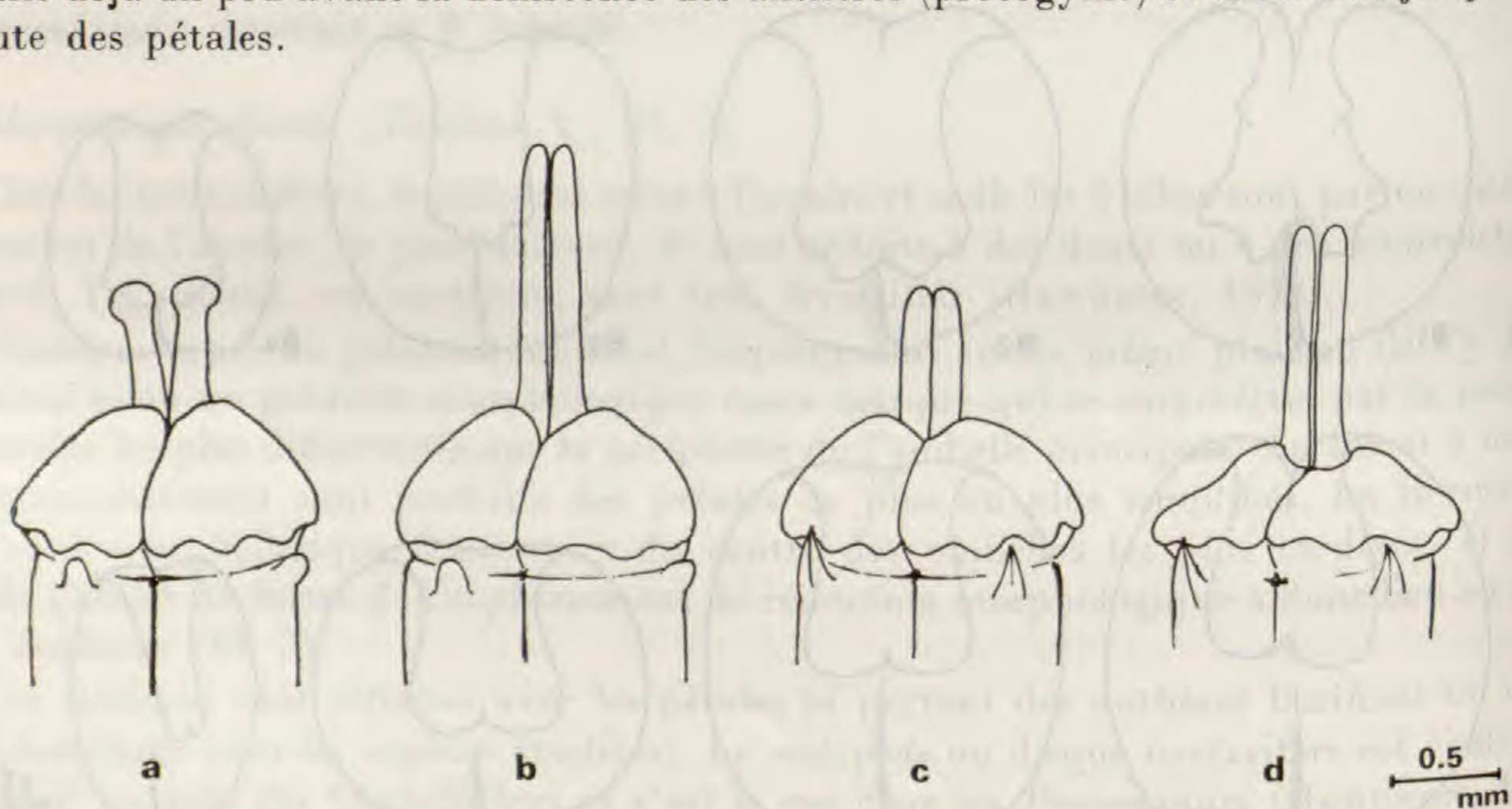
Les différences s'observent surtout au niveau des colorations, du lobe médian réfléchi du pétale, des styles et plus légèrement du stylopode. Elles traduisent deux types distincts. Le premier (*P. carvifolia*) tend à l'enroulement du pétale avec différenciation du lobe médian et amorce de cloisonnement par développement de la nervure, à la coloration jaune ou verte des pièces, à la lobation du stylopode ; le second (*P. schottii*) se caractérise par un enroulement moins marqué du pétale avec lobe médian moins développé, une coloration blanche et uniforme des pièces, une lobation légère du stylopode et surtout un développement plus rapide des styles.

Phénologie et biologie florale (Tableaux 2 et 3).

Les fiches d'observation biologique précédemment commentées permettent d'analyser la phénologie et la biologie florale des espèces étudiées, à l'aide de cinq rubriques : le décalage de la floraison des ombelles, la sexualité des fleurs, les parfums, la sécrétion du nectar et l'exposition du stylopode, l'attractivité visuelle et les colorations.

— Décalage de floraison

Le *P. carvifolia* commence à libérer son pollen sur l'ombelle 1 alors que l'ombelle 2 n'est qu'en bouton ; de même, l'ombelle 2 débute la phase ♂ de son anthèse lorsque l'ombelle 3 n'est qu'en bouton, etc... Mais les fleurs d'une même ombelle s'épanouissent graduellement, de façon centripète. Pour cela, la période d'émission de pollen par une ombelle est assez longue et se termine alors que celle de l'ombelle d'ordre immédiatement supérieure est déjà bien entamée. Autrement dit, il y a continuité dans la production du pollen par le décalage et le recoupement de la floraison des ombelles. En outre, pour *P. carvifolia*, les styles sont réceptifs déjà un peu avant la déhiscence des anthères (protogynie) et le restent jusqu'après la chute des pétales.



Pl. 4. — Stylopodes pendant le stade ♂ de l'anthèse (émission du pollen) : a, *P. carvifolia* ; b, *P. schottii* ; c, *P. alsaticum* ; d, *P. venetum*. Remarquer l'allongement des styles pour *P. schottii* et *P. venetum*, les stigmates réceptifs de *P. carvifolia*, seule espèce où ils le sont déjà lors de l'émission du pollen (protogynie).

NIVEAU d'ETUDE	ESPECE ETUDIEE						
	PEUCEDANUM CARVIFOLIA						
1 PLANTE ENTIERE	Nombre total et disposition des ombelles : 3 à 5, alterne	Ecologie : héliophile de lieux frais, fossés, prairies alluviales calciphile					
2 OMBELLES selon position :	Décalage des floraisons	Diam _{cm}	Sexualité				
	ordre 1 réceptivité styles	B EP MF stades	8 - 10	% ♀	% inter	% ♂	
	ordre 2 réceptivité styles	B EP MF	5 - 8	100	0	0	
	ordre 3 réceptivité styles	B EP MF	3 - 5	0	25	75	
	ordre 4						
3 OMBELLE d'ORDRE 1 (principale)	Couleur : jaune pâle, blanc jaunâtre			Parfum : odeur du champignon de Paris			
	L'rayon	nombre omb ^{1/2} fl.	Diam _{omb} ^{1/2}	Lpédic.	Diamfl.	Compac. omb ^{1/2}	Compac. ombelle
mesures en cm	5	13 / 16	1.2	0.6	0.3	1	0.19
4 FLEUR stades phénologiques	B bouton	FA filets apparents	EP émission pollen	CE chute étamines	CP chute pétales	MF maturation fruit	
	développement styles ♀	non réceptifs →	← réceptifs		réceptifs		
	coloration styles ♀ et stylopode	← vert clair	jaune	→	stylopode vert- jaune	pourpre	
	sécrétion nectar ♀	faible	forte	moyenne	faible		
	coloration étamines ♀		vert clair	jaune	vert olive	brunâtre	
	épanouissement ♀ pétales		enroulés	bien écartés			
	floraison ♂ (décalage)		sans	objet :	les fleurs ♂ n'existent qu'au centre des ombelles d'ordre 3.		
	sécrétion nectar fleur ♂						

TABLEAU 2 : Biologie florale de *Peucedanum carvifolia*.

NIVEAU d'ETUDE	ESPECE ETUDIEE						
	PEUCEDANUM SCHOTTII						
1 PLANTE ENTIERE	Nombre total et disposition des ombelles : 1 à 3, alterne	Ecologie : montagnarde, lieux secs et ensoleillés sol calcaire ou siliceux					
2 OMBELLES selon position :	Décalage des floraisons	Diam _{cm}	Sexualité				
	ordre 1 réceptivité styles	B EP CE MF stades σ	5.5-9	% ♀	% inter	% ♂	
	ordre 2 réceptivité styles	B EP MF σ	4.5-5.5	48	19	33	
	ordre 3	B EP σ	3	24	5	71	
	ordre 4			0	0	100	
3 OMBELLE d'ORDRE 1 (principale)	Couleur : blanc pur		Parfum : puissant : miel et fleur de sureau noir				
	Lrayon	nombre omb ^{ule} fl.	Diam _{omb^{ule}}	Lpédic.	Diam _{fl.}	Compac. omb ^{ule}	Compac. ombelle
mesures en cm	3-4	10 / 14	1.5	0.4	0.4	1	0.44
4 FLEUR stades phénologiques	B bouton	FA filets	EP émission	CE chute	CP chute	MF maturation	
		apparents	pollen	étamines	pétales	fruit	
	développement styles ♀	non réceptifs	—	non réceptifs	---	réceptifs	
	coloration styles ♀ et stylopode		← blanc / vert très, pâle	→	vert styles clair roses	rosé grenat	
	sécrétion nectar ♀	faible	forte	légère	très faible		
	coloration étamines ♀		blanches	blanches			
	épanouissement ♀ pétales	enroulés	obliques	étales			
	floraison ♂ (décalage)			bouton	émission pollen		
	sécrétion nectar fleur ♂			forte	forte		

TABLEAU 3 : Biologie florale de *Peucedanum schottii*.

Pour *P. schottii*, la continuité de production de pollen est moins complète car les recouvrements sont faibles. La période d'émission pollinique des fleurs ♀ périphériques, suivie de celle des fleurs ♂ centrales ne rejoint pas tout à fait celle de l'ombelle suivante. De plus, la réceptivité des styles est beaucoup plus courte puisqu'elle se produit seulement après la chute des étamines (protandrie) et jusqu'après la chute des pétales. Dans l'échelonnement floral, elle se place entre les émissions polliniques des fleurs ♀ (donc en dehors) et à la fin de celles des fleurs ♂.

Le net recouvrement des stades ♂ des ombelles et la protogynie de *P. carvifolia* s'opposent à un déroulement plus précis de la floraison de *P. schottii*, espèce protandre qui alterne les phases ♂ et ♀ de ses ombelles successives.

— Sexualité des fleurs

La 2^e section des tableaux 2 et 3 présente de façon comparative la répartition des fleurs ♀, ♂ et intermédiaires chez les deux espèces. *Peucedanum carvifolia* ne produit des fleurs ♂ que tardivement, seulement lors de l'apparition de la 3^e série d'ombelles. Chez *P. schottii*, les ombelles sont plus différenciées, les fleurs ♂ existant sur l'ombelle principale à raison de 1/3 des fleurs. Leur pourcentage augmente régulièrement sur les ombelles suivantes.

— Parfums

Les deux plantes ont des parfums tout à fait différents. *P. carvifolia* exhale au niveau de ses fleurs l'odeur nette du champignon de Paris. Les fleurs de *P. schottii* produisent une odeur lourde et mélangée, associant le parfum agréable du miel à la senteur puissante et âcre des fleurs du sureau noir.

— Sécrétion du nectar et exposition du stylopode

Chez les deux espèces, la production du nectar est maximum lors de l'émission du pollen. L'exposition du stylopode et par là l'accès au nectar dépend de la façon dont le pétale est placé pendant les différents stades. Dans le bouton et au stade « filets apparents », le pétale recourbé applique son lobe médian réfléchi sur le stylopode (effet de protection). Puis le pétale s'écarte progressivement *sans se dérouler*, le lobe médian réfléchi restant dans la même position. En effet, la carène axiale interne du pétale qui prolonge la nervure centrale rend solidaire le limbe du pétale et son lobe médian réfléchi. Après s'être pleinement écarté, le pétale tombe.

P. carvifolia et *P. schottii* suivent ce processus avec de légères différences : les pétales de *P. carvifolia*, qui possèdent un lobe réfléchi très développé, s'écartent très tôt si bien qu'au stade ♂ de la fleur, lors de la sécrétion maximum du nectar, l'exposition du stylopode est complète. Les pétales de *P. schottii* ont un lobe réfléchi moins développé et s'écartent plus tardivement : à l'émission du pollen, le stylopode n'est pas complètement exposé car les pétales forment une légère coupe.

— Attractivité visuelle et colorations

P. schottii est plus voyant que *P. carvifolia*. Trois indices nous autorisent cette affirmation :

1) La coloration blanche de toutes les pièces et surtout le blanc pur des pétales font que *P. schottii* se voit de loin alors que *P. carvifolia* est beaucoup plus terne : le jaune clair mat de ses fleurs se détache peu de la végétation couleur paille de la fin de l'été qui compte déjà bon nombre de graminées sèches.

2) Le coefficient mis au point par BELL (1978) donne aux ombelles du *P. schottii* une plus grande compacité (plus du double) qu'à l'espèce *carvifolia*. Par contre, la compacité des ombellules est identique. Les deux espèces ont des ombelles composées d'ombellules très compactes nettement plus espacées les unes des autres chez *P. carvifolia* d'où une voyance moindre.

3) Le rapport de taille des pétales entre le centre et la périphérie des ombelles (ou hétéropétalie) est légèrement en faveur du *P. schottii*. Mais on ne peut pas encore parler à son propos de spécialisation des pétales périphériques en organes attractifs tant l'élargissement de ceux-ci est faible par rapport aux centraux. Ce rapport n'indique qu'une tendance de l'espèce *schottii* vers l'hétéropétalie.

Il convient d'ajouter que l'effet attractif s'interrompt brusquement lors de la chute des pétales, moment auquel l'ombelle prend une teinte générale verdâtre tandis que les styles commencent à rosir, annonçant leur couleur pourpre ultérieure.

Comparaison des deux espèces.

Si la morphologie générale et les caractères du fruit distinguent faiblement les deux taxons *P. carvifolia* et *P. schottii*, l'étude de leur morphologie florale permet une séparation plus nette des espèces, encore amplifiée par l'examen de leur phénologie et de la biologie florale. Ainsi, pour les deux espèces étudiées, les différences géographiques et écologiques (montagne/plaine) trouvent-elles un écho dans des modes de floraison dissemblables.

L'espèce méditerranéo-montagnarde montre une tendance à une plus grande visibilité des fleurs, à la production d'un parfum miellé, à une spécialisation des fleurs différenciées en ♂ et ♀ dès l'ombelle principale, à un développement précoce et rapide des styles leur assurant une période de réceptivité étroite, postérieure au stade ♂ des fleurs ♀ du même pied, mais ayant lieu à la fin de celui des fleurs ♂.

Peucedanum alsaticum et P. venetum

Morphologie florale (Tableau 4 ; Pl. 5).

Les différences s'observent surtout au niveau :

— des pétales (Pl. 5) : le contour orbiculaire et la présence d'un onglet pour *P. venetum* contrastent avec le contour obovale et la base atténuée de *P. alsaticum*. La coloration blanc pur des pétales de *P. venetum* diffère de celle, jaune clair, de *P. alsaticum* ;

— des étamines qui ont des anthères de teinte différente ;

— des styles qui sont, chez *P. venetum*, deux fois plus longs à l'émission du pollen, que ceux de *P. alsaticum* et du stylopode plus aplati dans l'espèce *venetum*.

TABLEAU 4 : Morphologie florale comparée de *P. alsaticum* et de *P. venetum* (* : principaux caractères distinctifs).

	<i>P. alsaticum</i>	<i>P. venetum</i>
Sépale	triangulaire acuminé	triangulaire acuminé
Pétale périphérique		
contour	obovale	orbiculaire
longueur (mm)	1,1-1,4	1,3-1,5
échancrure	étroite	étroite
lobe médian réfléchi *	0,1-0,2 × longueur pétale long et étroit, sublinéaire apex triangulaire ou échancré	0,2-0,3 × longueur pétale long et étroit, mais plus large, plus rectiligne et plus rectangu- laire apex échancré ou (le plus sou- vent) lobé
nervure base	en carène légère atténuée	en carène légère avec onglet
couleur *	jaune clair	blanc pur
Étamine *	anthère jaune clair	anthères blanches
Stylo-pode	cône droit	cône aplati
forme	lobée	lobée
marge	net	net
débordement	jaunâtre à jaune-vert	blanc-vert à vert clair
couleur	un peu moins que la hauteur du stylo-pode	deux fois la hauteur du stylo-pode
Styles *		
longueur à l'anthère ♂		

P. venetum se sépare de *P. alsaticum* par une tendance à la coloration blanche uniforme des pièces, une forme plus arrondie des pétales, un stylo-pode plus aplati dont la protection est accrue par le développement du lobe réfléchi du pétale, et un développement plus rapide des styles.

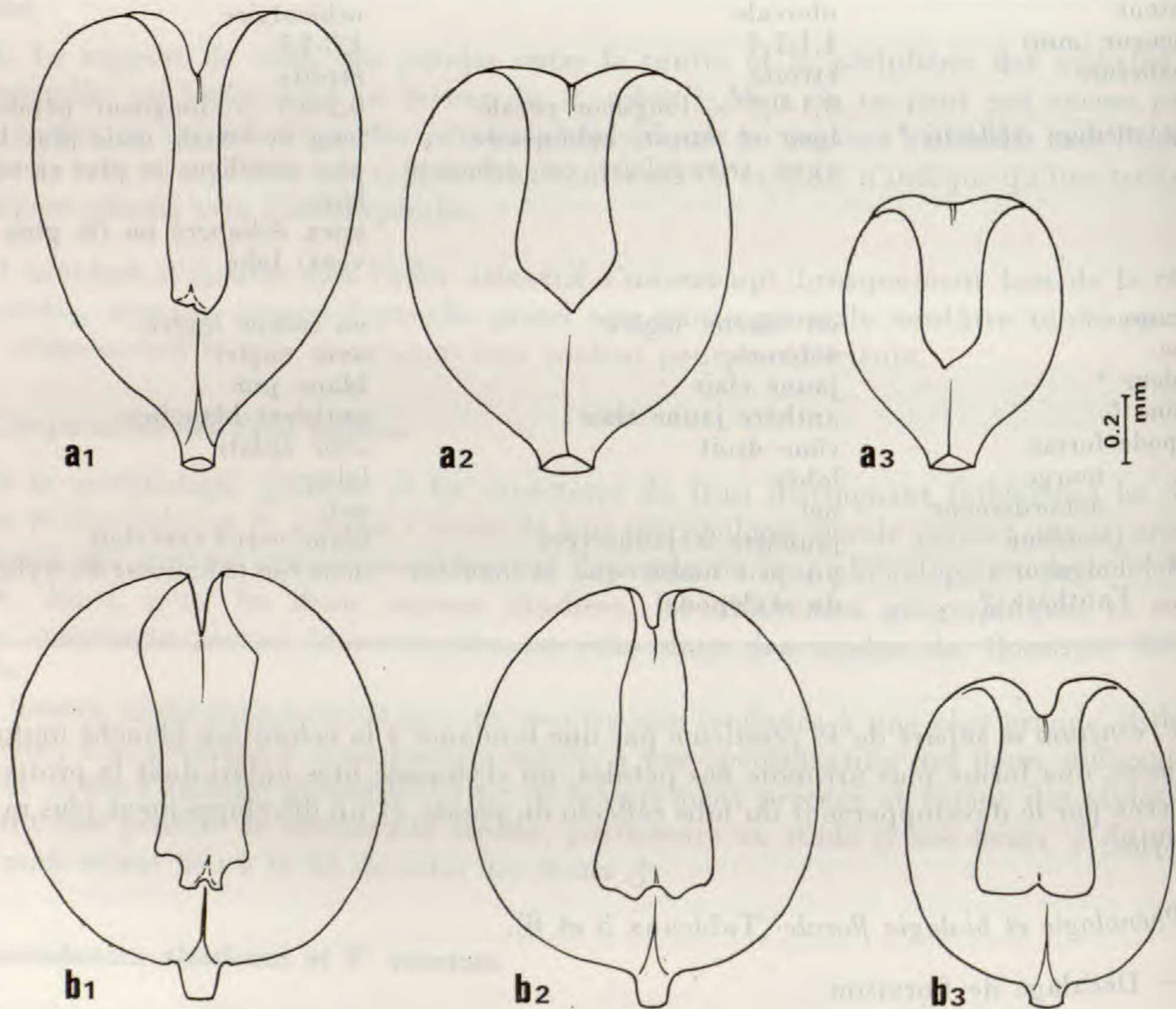
Phénologie et biologie florale (Tableaux 5 et 6).

— Décalage de floraison

Pour les deux espèces considérées, le décalage de floraison des ombelles est très faible, voire inexistant : il y a pratiquement *synchronisme* dans l'ouverture des très nombreuses petites ombelles (80 environ) qu'elles produisent.

Un décalage de floraison existe malgré tout sur l'ombelle même, surtout pour *P. alsaticum* : l'ombelle ouvre ses fleurs très graduellement, l'émission pollinique des fleurs du centre n'ayant lieu que lorsque les fleurs périphériques ont déjà perdu leurs pétales. L'étalement du stade ♂ existe donc chez *P. alsaticum* sous la forme d'une production de pollen graduelle et continue seulement au niveau de l'ombelle. L'émission de pollen de *P. alsaticum* n'a pourtant pas lieu lorsque les styles sont réceptifs : leur réceptivité très tardive (après la chute des pétales) traduit une très nette dichogamie.

Le décalage de floraison de *P. venetum* se réduit encore au niveau de l'ombelle : la production de pollen par les fleurs centrales succède aussitôt à celle des fleurs périphériques. Cette espèce présente un synchronisme des ombelles et des ombellules, ce qui se traduit par une durée courte de l'émission du pollen. La réceptivité des styles qui commence à la fin du stade ♂ des fleurs ♀ ne se recoupe que légèrement avec la production pollinique des fleurs ♂.



Pl. 5. — Gradient morphologique des pétales : a, *Peucedanum alsaticum* ; b, *P. venetum*. — a1, b1 : pétales les plus différenciés (périphérie des ombelles principales) ; a2, b2 : pétales les plus répandus (partie moyenne des ombelles) ; a3, b3 : pétales des fleurs tardives (♂).

Les deux espèces sont protandres. Mais l'étalement de la période pollinique et une dichogamie marquée prévalent pour *P. alsaticum*. Par contre, *P. venetum* raccourcit l'émission du pollen par un synchronisme complet des floraisons ; de plus, la réceptivité des styles, plus précoce, est partiellement concomitante de la production pollinique des fleurs ♂.

NIVEAU d'ETUDE	ESPECE ETUDIEE PEUCEDANUM ALSATICUM						
1 PLANTE ENTIERE	Nombre total et disposition des ombelles : 30 - 180 panicule			Ecologie : coteaux ensoleillés et secs, friches souvent sur calcaire			
2 OMBELLES selon position :	Décalage des floraisons		Diam _{cm}	Sexualité			
				% ♀	% inter	% ♂	
	ordre 1 (périphérie) réceptivité styles →	B EP CP MF stades	3-6.5	83	0	17	
	ordre 1 (centre)	B EP CE					
	ordre 2	B EP CE	1-3	0	64	36	
ordre							
3 OMBELLE d'ORDRE 1 (principale)	Couleur : jaune clair			Parfum : champignon et moisi (désagréable)			
	L'rayon	nombre omb ^{u/e} fl.	Diam _{omb^{u/e}}	L'pédic.	Diam _{fl.}	Compac. omb ^{u/e}	Compac. ombelle
mesures en cm	2.5	16 / 22	1.3	0.6	0.3	1.4	1.1
4 FLEUR stades phénologiques	B bouton	FA filets	EP émission	CE chute	CP chute	MF maturation	
		apparents	pollen	étamines	pétales	fruit	
	développement styles ♀	non développés	← non réceptifs		réceptifs	0-0	
	coloration styles ♀ et stylopode	jaune vert	jaune légèrement verdâtre				
	sécrétion nectar ♀	faible	forte	moyenne	faible		
	coloration étamines ♀	crème	jaune clair				
	épanouissement pétales ♀	enroulés	étalés	étalés			
	floraison ♂ (décalage)			bouton	filets apparents	émission pollen	
	sécrétion nectar fleur ♂				EP forte		

TABLEAU 5 : Biologie florale de *Peucedanum alsaticum*.

NIVEAU d'ETUDE	ESPECE ETUDIEE PEUCEDANUM VENETUM						
1 PLANTE ENTIERE	Nombre total et disposition des ombelles : 25 - 80 panicule			Ecologie : bois humides (pri- maire), friches sèches, olive- raies (secondaire)			
2 OMBELLES selon position :	Décalage des floraisons			Diam _{cm}	% ♀	Sexualité % inter % ♂	
	ordre 1 réceptivité styles	B EP CP MF 0 0 stades		5.5-6.5	90	0	10
	ordre 2 réceptivité styles	B EP CP MF 0 0		3 - 4	30	30	40
	ordre 3						
	ordre 4						
3 OMBELLE d'ORDRE 1 (principale)	Couleur : blanc pur			Parfum : puissant: miel et champignon pourrissant			
	mesures en cm	L'rayon	nombre omb ^{ule} fl.	Diam ^{ule} omb	Lpédic.	Diamfl.	Compac. ombùle
	2.5	17 / 25	1.6	0.6	0.35	2.1	1.7
4 FLEUR stades phénologiques		B bouton	FA filets	EP émission	CE chute	CP chute	MF maturation
	♀		apparents	pollen	étamines	pétales	fruit
	développement styles ♀		← non réceptifs/réceptifs →				
	coloration styles et stylopode ♀			vert clair	blanc-vert	vert clair	
	sécrétion nectar ♀		faible	forte		très faible	
	coloration étamines ♀			blanches	blanches		
	épanouissement pétales ♀		enroulés	très étalés			
	floraison ♂ (décalage)			filets apparents	émission pollen EP		
	sécrétion nectar fleur ♂				forte		

TABLEAU 6 : Biologie florale de *Peucedanum venetum*.

— Sexualité des fleurs

Les dispositions des fleurs ♂, intermédiaires et ♀ sont tout à fait comparables chez les deux espèces puisque chacune montre une répartition nette des sexes sur l'ombelle principale caractérisée par l'absence de fleurs intermédiaires et par un pourcentage faible (10-20 %) de fleurs ♂. Les ombelles d'ordre 2, rares et souvent médiocres, voient l'apparition des fleurs intermédiaires au détriment des fleurs ♀.

— Parfums

Les parfums sont semblables et particuliers. *P. alsaticum* exhale une odeur de champignon pourrissant, forte et désagréable¹, rarement améliorée d'un effluve de miel. *P. venetum* a la même odeur mais on note une senteur agréable de miel et de fleurs diverses plus prononcée que chez *P. alsaticum*.

— Sécrétion du nectar et exposition du stylopode

Les deux espèces assurent une production de nectar maximum lors de l'émission du pollen. Le stylopode est alors complètement exposé, les bases des pétales, atténuées (*alsaticum*) ou avec onglet (*venetum*) facilitant ce processus.

— Attractivité visuelle et colorations

P. venetum est plus voyant que *P. alsaticum*. En sont responsables :

- la coloration blanche ou très claire de toutes les pièces, plus visible que le jaune pâle qui prédomine chez *P. alsaticum* ;
- la compacité plus forte des ombelles (1,7/1) et des ombellules (2,1/1,4) du *P. venetum*² ;

Par contre, le degré d'hétéropétalie qui mesure l'agrandissement des pétales périphériques par rapport aux centraux n'est pas sensiblement différent d'une espèce à l'autre.

Comparaison des deux espèces

Les *P. alsaticum* et *venetum*, proches par leur port, leur feuillage, la disposition de leurs ombelles et leurs fruits, présentent des caractères distinctifs au niveau de leur morphologie florale (pétales, étamines, stylopoies, styles).

L'étude phénologique corrobore cette distinction sans l'accuser en révélant des différences au plan de l'attraction visuelle, de l'émission pollinique et de la réceptivité des styles.

En effet, *P. alsaticum*, espèce plus nordique et plus continentale, possède des fleurs moins voyantes, étale dans le temps sa production de pollen et fait preuve d'une dichogamie marquée. Par ailleurs, le *P. venetum*, espèce méditerranéenne, montre une tendance à une grande visibilité des fleurs, à une émission pollinique plus courte, à un développement rapide des styles conduisant à leur réceptivité pendant l'anthèse des fleurs ♂ uniquement.

1. L'odeur forte de *P. alsaticum* se remarque peu sur le terrain car il croît en des lieux souvent très découverts et ventés. Une hampe fleurie placée dans une pièce close ne tarde pas à dégager son parfum caractéristique.

2. Les valeurs supérieures à 1 sont obtenues lorsque l'ombelle est bombée ; elles ont seulement valeur comparative.

CONCLUSIONS

L'analyse des quatre espèces étudiées montre combien la biologie florale contribue à faire progresser la connaissance des Ombellifères : les échantillons d'herbier et les caractères du fruit ne départageant pas toujours clairement les espèces, l'étude florale apporte de nouveaux et nombreux caractères distinctifs tant morphologiques que dynamiques (phénologie). Les investigations faites au stade floral permettent des conclusions à caractères biologiques, phylogénétiques et taxonomiques.

Biologie

Pour résumer les observations biologiques effectuées pour chaque espèce, et permettre des comparaisons, un diagramme de biologie florale (ou « anthogramme ») a été imaginé (Tableau 7).

Ce graphique rassemble les événements qui adviennent au cours de la floraison, en indiquant leur intensité ou leur type :

- Les lignes 1 à 3 ont trait à l'attraction de l'insecte visiteur : la première d'entre elles indique le mode de floraison lié à l'architecture de l'inflorescence ; la seconde mesure la visibilité des ombelles ; la troisième note le type de parfum produit par la plante : à ce sujet, sont regroupées sous le terme « aminoïde », d'après GENDERS (1978), des senteurs désagréables, à relent ammoniacal, évoquant la putréfaction, les odeurs de poisson...
- Les lignes 4 à 8 correspondent à la période d'émission du pollen par la plante et au butinage des insectes sur les ombelles : la protection du stylobole (ligne 4) qui s'évalue selon le développement et l'élargissement du lobe médian réfléchi, joue surtout au début en permettant à un organe nectarifère intact de produire normalement son nectar. Lors de l'émission pollinique, qui est plus ou moins longue selon les systèmes floraux, le degré de saillance des étamines vers l'extérieur (ligne 6) mesure, en quelque sorte, la tendance entomophile de la floraison : ce caractère se définit comme le rapport des longueurs de l'étamine et du pétale, lors de la libération du pollen : les étamines faiblement saillantes (rapport < 1) déversent souvent leur pollen sur le stylobole de la fleur même (c'est le cas chez certains *Bupleurum* et *Petroselinum segetum* (L.) Koch par exemple). A l'inverse, les étamines fortement saillantes (rapport de 1,5 à 3) libèrent leur pollen nettement en dehors de la fleur, le mettant ainsi à la portée des insectes visiteurs (entomogamie) : cela s'observe, d'ailleurs, chez les quatre espèces étudiées comme chez de nombreuses autres Ombellifères (*Oenanthe*, *Sium*,...). L'accès au nectar (ligne 7) est souvent aisé chez les Ombellifères, et les cas d'exposition incomplète de celui-ci tendant à une limitation des visiteurs sont rares : la restriction de l'exposition du nectar est alors produite par la position dressée des pétales qui simulent un tube court et imparfait (ex. *Eryngium*). La protection de l'ovaire (ligne 8) dépend du débordement du stylobole sur celui-ci : ce phénomène n'est jamais très développé chez les *Peucedanum*, à l'inverse d'autres genres comme *Heracleum* et *Tordylium*, par exemple.
- Les lignes 9 à 11 évoquent la fécondation des fleurs, donc, non plus comme précédemment l'émission du pollen, mais sa réception et son rôle fécondateur. La vitesse de développement des styles (ligne 9) joue sur le moment de la réceptivité et la saillance des stigmates. La séparation des sexes (ligne 10) varie en fonction de la présence des fleurs ♂ sur les ombelles des différents ordres. Le type de fécondation (ligne 11) procède des deux précédentes lignes : si les stigmates sont réceptifs lors de la libération du pollen de la même fleur, l'autogamie est rendue possible, voire favorisée ; si, au contraire, la production pollinique a lieu nettement en dehors de la période de réceptivité des styles (dichogamie) la fécondation croisée est avantagée ; enfin,

PHASE BIOLOGIQUE	CARACTERES	PEUCEDANUM		PEUCEDANUM							
		CARVIFOLIA	SCHOTTII	ALSATICUM	VENETUM						
ATTRACTION de l' INSECTE VISITEUR	1 Floraison des ombelles	synchrone	décalée avec recoupements c	bien séparée s	synchrone	décalée avec recoupements a-v	bien séparée v	1			
	2 Visibilité	faible	c	grande	s	faible	a	grande	v	2	
	3 Parfum	aminoïde	c	miellé	s	aminoïde	a	miellé	v	3	
EMISSION du POLLEN	4 Protection du stylopode	élaborée	c	faible	s	élaborée	v	faible	a	4	
	5 Emission du pollen	prolongée	c	raccourcie	s	prolongée	a	raccourcie	v	5	
	6 Saillance des étamines	faible	c	forte	s	faible	a	forte	v	6	
	7 Exposition du nectar	complète	c	incomplète	s	complète	a	incomplète	v	7	
	8 Protection de l' ovaire	grande	c	faible	s	grande	a	faible	v	8	
FECONDATION	9 Développement des styles	lent	c	rapide	s	lent	a	rapide	v	9	
	10 Séparation des sexes	nulle	c	nette	s	nulle	a	nette	v	10	
	11 Fécondation croisée	peu favorisée autogamie possible	c	limitée geitonogamie possible	s	favorisée auto & geito impossible	peu favorisée autogamie possible	limitée geitonogamie possible	v	a	favorisée auto & geito impossible

TABLEAU 7 : Anthogrammes comparés des quatre espèces étudiées.

lorsque les stigmates sont réceptifs seulement pendant l'anthèse des fleurs ♂, la fécondation de la fleur ♀ par le pollen de la fleur ♂ du même pied (geitonogamie) est alors favorisée.

Les systèmes floraux précités ne font qu'avantager un type de fécondation particulier, celui-ci ne peut être effectivement réalisé que si l'attitude du pollinisateur est conforme à la stratégie florale de la plante.

Le tracé des anthogrammes des quatre espèces étudiées (Tableau 7) met en évidence deux *comportements floraux* nettement différents chez *P. carvifolia* et *P. schottii* : il n'existe qu'un seul point de contact des graphes des deux espèces, la saillance des étamines qui est, par ailleurs, identique chez les quatre espèces. Il n'existe également qu'un seul rapprochement, au niveau de la protection de l'ovaire.

D'autre part, l'espèce *venetum* exprime un comportement floral assez peu différent de l'espèce *alsaticum* mais dont les traits distinctifs se rapprochent de l'espèce *schottii* : visibilité des fleurs, croissance rapide des styles et même type de fécondation favorisée.

Ceci dit, nous observons pour ces quatre espèces plusieurs stratégies florales différentes :

- *P. alsaticum* associe le synchronisme complet de ses ombelles avec une dichogamie marquée : ce processus conduit à une *allogamie obligatoire*. Toutes les ombelles ont la même *biologie florale*. Il n'en est pas de même pour *P. venetum* qui, bien que dichogame, peut voir son ombelle d'ordre 1 fécondée par les fleurs ♂ de l'ombelle d'ordre 2 : l'allogamie et la geitonogamie sont possibles sauf pour les ombelles d'ordre 2 (absence d'ombelles d'ordre 3) qui sont forcément allogames. Les deux types d'ombelles ont une *biologie différente*.
- *P. carvifolia* montre un système très souple où, grâce à la protogynie et au décalage floral des ombelles, *tous les cas de fécondation* sont possibles pour les ombelles d'ordre 1 et d'ordre 2 qui, pour la biologie florale, sont équivalentes. Par contre, *P. schottii* favorise nettement l'allogamie, sans la rendre obligatoire : la floraison des fleurs ♂ seules susceptibles d'assurer la geitonogamie ne recoupe que peu de temps la réceptivité des styles. Mais le pourcentage des fleurs ♂ augmentant avec l'ordre des ombelles, il est probable que l'ombelle d'ordre 2 aura tendance à être moins allogame que celle d'ordre 1. Ceci constitue un *gradient d'allogamie* selon les types d'ombelles.

En résumé, les ombellifères qui fleurissent par séries distinctes d'ombelles (cas très fréquent), n'ont pas forcément la même stratégie florale pour leurs ombelles successives. Il faut donc analyser séparément les types d'ombelles car leur mode de fécondation peut être différent. Par ailleurs, la dichogamie des fleurs ne conduit à l'allogamie que si les ombelles sont toutes synchrones ou lorsque, décalées dans le temps, leurs stades ♂ et ♀ restent malgré tout complètement séparés : dans ce dernier cas, la dichogamie florale se double d'une dichogamie inflorescentielle.

Notons enfin que le type floral des espèces continentales étudiées tend à l'attraction des insectes coprophiles tandis que les espèces méditerranéennes s'emploient, ici, à favoriser la visite des insectes mellifères. Les quatre plantes sont abondamment visitées par les insectes dans leurs stations naturelles mais il n'est pas certain que leur stratégie florale soit efficace pour favoriser un type particulier de visiteur.

Phylogénie

NIGAUD (1970 ; 1975 ; 1978) a montré combien les caractères du pollen sont précis et distinctifs chez les *Peucedanum*. L'examen des pollens des espèces étudiées établit que :

- l'espèce *schottii* est remarquable par son tectum rugulé à strié — le plus élaboré des *Peucedanum* français —, sa forme allongée (rapport P/E = 2,6) et son contour endexinique interne en « osselet léger » avec une tendance vers le type « équatorialo-constricté ».
- l'espèce *carvifolia* est moins spécialisée à tous points de vue : tectum rugulé, rapport P/E = 2,3, contour endexinique interne en « osselet léger » uniquement.
- les espèces *alsaticum* et *venetum* sont plus proches, bien que la seconde se révèle plus spécialisée : rapport P/E = 2,2 contre 2,06, contour endexinique interne en « osselet » et non en « osselet léger » ; les surfaces tectales des deux espèces restent identiques.

L'étude palynologique détache *P. schottii* en le révélant plus évolué que *P. carvifolia*. *P. venetum*, malgré quelques tendances à la spécialisation, reste encore proche de l'espèce *alsaticum*.

GUYOT, analysant les stomates sur la base de précédents travaux (1965 ; 1966 ; 1971 ; 1978 ; 1980) arrive à des conclusions identiques : l'espèce *schottii* s'individualise nettement par l'absence de stomates bicytiques (types 4 et 5) et sa tendance à la formation de stomates anisocytiques mésogènes (type 6). Cette espèce adopte exclusivement la lignée 6 au détriment de la lignée 4 (5).

Le *Peucedanum carvifolia* se rapproche de l'espèce précédente mais conserve encore quelques stomates bicytiques diacytiques (type 5) : il est en cela moins spécialisé que *P. schottii*.

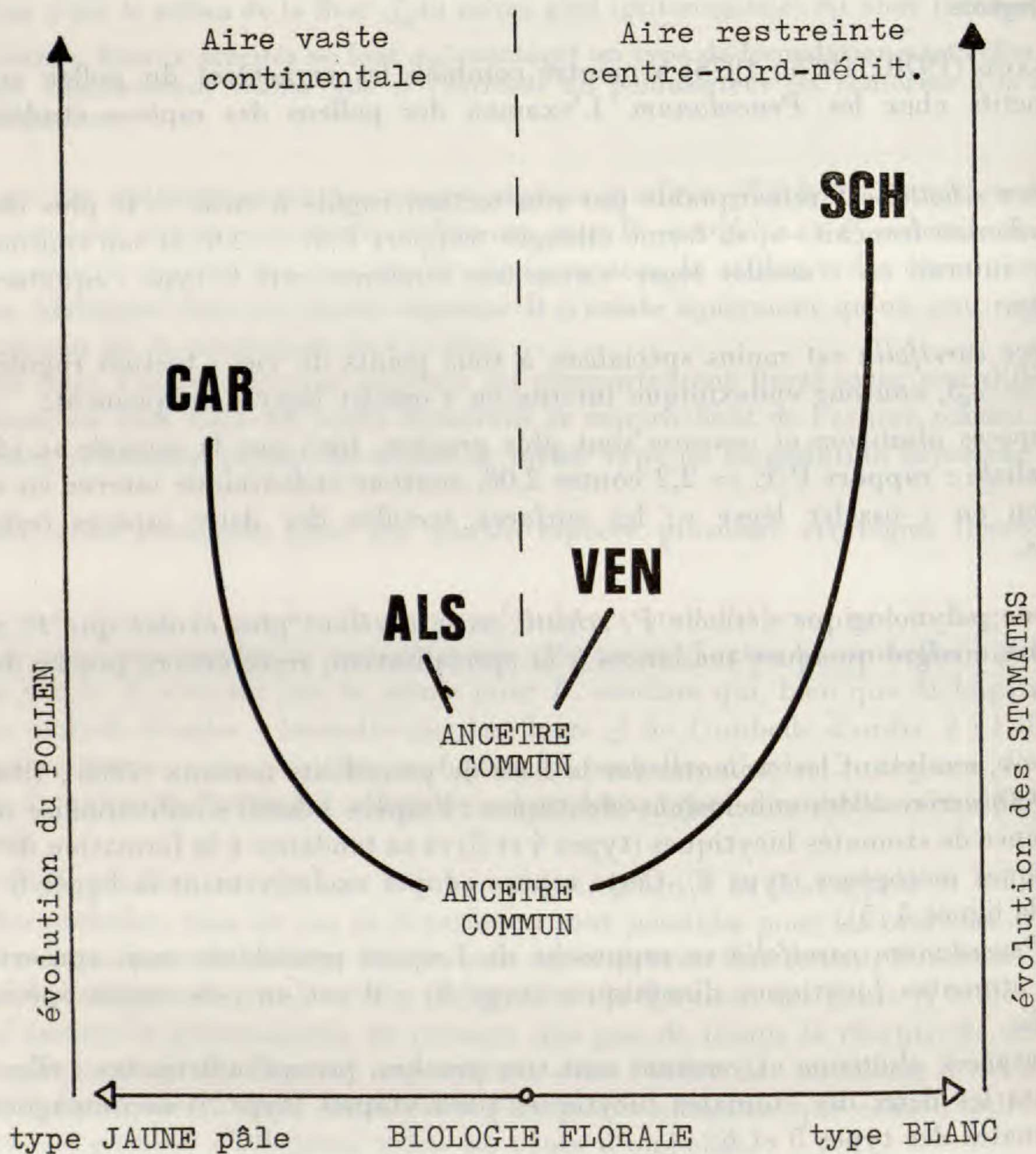
Les espèces *alsaticum* et *venetum* sont très proches, presque indistinctes : elles comportent toutes les deux des stomates bicytiques paracytiques (type 4) accompagnés de très rares stomates des types 5 et 6.

Les études phytodermologiques établissent une sensible distinction entre *P. carvifolia* et *P. schottii*, ce dernier étant plus avancé sur la lignée 6, et rapprochent *P. alsaticum* et *P. venetum*.

Les études de morphologie et de biologie florale corroborent tout à fait les résultats qui précèdent, à savoir : la séparation nette de *P. carvifolia* et *P. schottii*, la situation plus affine de *P. alsaticum* et *P. venetum*, la spécialisation de *P. schottii* et *P. venetum* dans une voie différente des deux autres espèces.

Compte tenu de ce qui précède, tout mène à penser que (Pl. 6) :

1. La séparation de *P. carvifolia* et *P. schottii* est déjà prononcée, leur spéciation élaborée ayant conduit à des caractères morphologiques, biologiques, écologiques et chorologiques distincts.



Pl. 6. — Schéma des conclusions pluridisciplinaires : la séparation ancienne de *P. carvifolia* (CAR) et de *P. schottii* (SCH) a conduit à des caractères palynologiques, stomatiques, biologiques distincts. Les espèces *P. alsaticum* (ALS) et *P. venetum* (VEN) sont plus proches mais montrent les mêmes tendances.

2. La séparation de *P. alsaticum* et *P. venetum* est beaucoup plus superficielle, leur spéciation beaucoup moins approfondie menant à une quantité moins grande de caractères distinctifs.
3. Les espèces à vaste répartition (*carvifolia* et *alsaticum*) présentent des caractères palynologiques et stomatiques plus archaïques que celles à aire plus restreinte (*schottii* et *venetum*.)
4. Des convergences existent dans la biologie florale des premières et des secondes :

Aire vaste (CAR et ALS)
(Centre et Sud-Est de l'Europe)

Visibilité assez faible

Parfum aminoïde

Émission du pollen prolongée

Étamines saillantes

Exposition complète du nectar

Croissance lente des styles

Aire restreinte (SCH et VEN)

(Centre Nord de la Méditerranée)

Visibilité grande

Parfum tendant au type miellé

Émission du pollen raccourcie

Étamines saillantes

Protection du stylopode moyenne

Croissance rapide des styles ; même type de fécondation favorisée

Ces conclusions phylogénétiques montrent la liaison qui existe entre la biologie florale et la chorologie des espèces. Leurs caractères floraux résultent surtout de phénomènes d'adaptation au climat et sont moins tributaires de l'appartenance phylogénétique.

Ceci explique la diversité des morphologies florales à l'intérieur des *Peucedanum* comme au sein de nombreux autres genres d'Ombellifères. Ceci peut également résoudre l'apparente contradiction des espèces à pollens et plantules très archaïques mais à morphologie florale très spécialisée (Ex. : *Bupleurum*). Ces types floraux auraient pu bénéficier dans cette hypothèse, de très longues périodes d'adaptation à des climats vraisemblablement différents de l'actuel.

Taxonomie

Si la question de la conspécificité des taxons *carvifolia* et *schottii* a pu être posée par certains auteurs, l'étude qui précède montre la séparation nette du *P. schottii* vis-à-vis du *P. carvifolia* dont il se différencie aux plans géographique, écologique, morphologique (pièce florales), phénologique, palynologique et phytodermologique. Ces deux taxons sont des espèces distinctes.

Les taxons *alsaticum* et *venetum* sont à tous égards plus proches : il ne faut pourtant pas à mon sens, par contrecoup ou par comparaison, vouloir réduire le *P. venetum* au rang de sous-espèce : en effet, celui-ci présente un cortège de différences non négligeables vis-à-vis du *P. alsaticum*, certaines portant aux niveaux biologique (biologie de la reproduction) et écologique en plus des différences morphologiques. Pour cela, il vaut mieux conférer à ces deux plantes le statut d'espèces affines.

REMERCIEMENTS : Je tiens à remercier Mme M.-Th. CERCEAU-LARRIVAL, Maître de Recherche au C.N.R.S. pour son accueil et ses conseils avisés, MM. M. HIDEUX et M. NIGAUD pour leur collaboration sympathique et suivie, leurs critiques pleines de discernement, Mlle L. DEROUET et Mme M.-C. CARBONNIER, techniciennes du Laboratoire de Palynologie.

Je remercie également M. le Pr. J.-F. LEROY, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris, qui m'a permis de consulter les collections d'herbier, et Mlle M. CHALOPIN qui a effectué pour moi de nombreux prélèvements. Je ne saurais oublier M. le Pr. GUYOT, Directeur du Laboratoire de Biologie Cellulaire et Végétale de la Faculté des Sciences de Dijon pour ses communications en matière de phytodermologie et aussi tous ceux qui m'ont fait connaître des stations naturelles ou qui m'ont prêté leurs échantillons : M. R. AURIAULT, M. le Pr. R. CARBIENER de l'Université de Strasbourg, Mme A.-M. CAUWET-MARC de l'Université de Perpignan, M. J.-Cl. JACOB, M. le Pr. P. MONTSERRAT de Jaca, MM. R. PATOUILLET et V. RASTETTER.

BIBLIOGRAPHIE

- BELL, C. R., 1971. — Breeding Systems and floral biology of the Umbelliferae. In : V. H. HEYWOOD (ed.). *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. J. Linn. Soc., Bot.*, 64, suppl. 1 : 93-107.
- BELL, C. R., 1976. — Inflorescence shape and pollinator activity in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Ass. Southeastern Biologists Bull.* 23 : 42 (abstract).
- BELL, C. R., 1977. — Umbellet number and pollination efficiency in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Ass. Southeastern Biologists Bull.* 24 : 36 (abstract).
- BELL, C. R. & LINDSEY, A. H., 1978. — The Umbel as a reproductive unit in the Apiaceae. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 739-747.
- BURNAT, E., 1906. — *Flore des Alpes-Maritimes* 4 : 203-217.
- CALESTANI, V., 1905. — Conspectus specierum europaeorum generis *Peucedani*. *Bull. Soc. Bot. ital.* : 193-201.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique (Thèse). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n.s., Botanique, 14 : 166 p.
- CERCEAU-LARRIVAL, M.-Th., 1979. — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : Série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.* 126, Actual. Bot., 1979, n° 3 : 39-53.
- COSTE, H. — 1900-1906. — *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. 3 vol., Paris.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L., 1971. — *The principles of pollinisation ecology*. Pergamon, Oxford.
- FOURNIER, P., 1934. — *Les Quatre Flores de France*. Lechevalier, Paris, 1105 p.
- FROEBE, H. A., 1964. — Die Blütenstände der Saniculoideen. Eine vergleichend morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. *Beitr. Biol. Pfl.* 40 : 325-388.
- FROEBE, H. A., 1971. — Inflorescence structure and evolution in Umbelliferae. In : V. H. HEYWOOD (ed.). *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. J. Linn. Soc., Bot.*, 64, suppl. 1 : 157-176.
- GENDERS, R., 1978. — *Scented Flora of the World*. Granada publ., London, Toronto, Sydney, New York, 560 p.
- GUINOCHET, M. & DE VILMORIN, R., 1975. — *Flore de France*, fasc. 2. Éd. du C.N.R.S., 818 p.
- GUYOT, M., 1965. — Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 260 : 3739-3742.
- GUYOT, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.* 113 (5-6) : 244-273.
- GUYOT, M., 1971. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the Umbelliferae-Caucalidae. In : *The Biology and Chemistry of Umbelliferae. J. Linn. Soc., Bot.*, 64 (1) : 199-214.
- GUYOT, M., 1978. — Intérêt des études de phytodermologie dans la Famille des Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977. « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 133-148.
- GUYOT, M., 1980. — Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 2, 1980, section B, n° 4 : 341-385.
- HEGI, G., 1965. — *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 5 (2) : 1363-1404.
- MAGIN, N., 1978. — Blütenmorphologische untersuchungen an *Actinotus* Lab. (Hydrocotyloideae) unter besonderer berücksichtigung des gynoeceums. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 749-764.

- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E., 1965. — *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*, Iena.
- NIGAUD, M., 1970. — *Contribution palynologique à l'étude du genre Peucedanum L. (Umbelliferae)*. D.E.S., Fac. Sci., Paris. Texte ronéotypé.
- NIGAUD, M., 1975. — Micrographie de détail de la paroi pollinique chez le genre Peucedanum L. (Umbelliferae). *Bull. Soc. bot. Fr.*, Coll. Palynologie, 122 : 121-124.
- NIGAUD, M., 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce Peucedanum palustre Moench (Umbelliferae). *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 231-241.
- PLAHN, 1933. — Zur Systematik der Umbelliferen. *Repertorium nov. spec. Regni veg.* 31 : 313-320.
- PROCTOR, M. & YEO, P., 1973. — *The pollination of flowers*. London, 418 p.
- REDURON, J.-P., 1978. — Contribution à l'étude morphologique du pétale chez les Ombellifères. *Actes du 2^e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 121-131.
- REDURON, J.-P., 1980. — La morphologie florale des espèces françaises de Peucedanum (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 2 : 279-292.
- RICHARDS, A. J., 1978. — The pollination of the flowers by insects. *Linn. Soc. Symp.*, Ser. 6, Academic Press, London.
- ROUY, G. C. C. & al., 1893-1913. — *Flore de France*, 14 vol., Asnières, Paris et Rochefort.
- THEOBALD, W. L., 1971. — Comparative anatomical and developmental studies in the Umbelliferae. In : V. H. HEYWOOD (ed.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. *J. Linn. Soc., Bot.*, 64, suppl. 1 : 177-197.
- TUTIN, T. G., 1968. — *Flora Europaea* 2 : 360-364.